BULLETIN DE L'INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE, ENTOMOLOGIE, 65: 55-61, 1995
BULLETIN VAN HET KONINKLIJK BELGISCH INSTITUUT VOOR NATUURWETENSCHAPPEN, ENTOMOLOGIE, 65: 55-61, 1995

Les *Afrobium* FAGEL de Madagascar: systématique; éléménts de biogéographie et de phylogénie sur la sous-tribu (Coleoptera Staphylinidae Paederinae Cryptobiina)

par Didier DRUGMAND

Résumé

Les *Afrobium* FAGEL, 1977 de Madagascar sont revus. Une espèce, *A. fairmairei* (FAUVEL) est redécrite; un lectotype ainsi qu'un paralectotype sont désignés. Une seconde espèce, *A. julieae* sp.n., est décrite. Une clé pour ces deux espèces est donnée; leur édéage, les caractères sexuels secondaires du mâle et l'urite sexuel de la femelle sont figurés. Quelques considérations sur la phylogénie et la biogéographie de la sous-tribu à Madagascar sont données.

Abstract

Malagasy *Afrobium* FAGEL, 1977 are reviewed. One species, *A. fairmairei* (FAUVEL), is redescribed; a lectotype and a paralectotype are designated. Another species, *A. julieae* sp.n. is described as new. These two species occur in the northern and northeastern parts of Madagascar. A key to the species is given; aedeagus, secondary sexual characters of the male and the genital urite of the female are figured. Some comments on the biogeography and the phylogeny of the subtribe from Madagascar are given.
Key-words: Coleoptera Staphylinidae, *Afrobium*, Madagascar, speciation, biogeography, phylogeny.

Introduction

Les Cryptobiina sont connus de toutes les régions biogéographiques. Malheureusement, aucune étude globale de cette sous-tribu n'existe encore actuellement et seule une révision générique de la région afrotropicale a été publiée par nous (DRUGMAND, 1991b). Au stade actuel de nos connaissances, il est donc difficile de comprendre la phylogénie des genres, de déterminer leur centre de dispersion et de poser des hypothèses quant à l'historique de leur peuplement.
Près de deux cents espèces de Cryptobiina (nombre certainement très en deçà de la réalité) ont été décrites de par le monde. La plupart d'entre elles ont été rangées dans le genre invalide "*Cryptobium*" (une historique de la systématique de ce taxon est donnée dans notre travail de 1991b). Dans la région afrotropicale, treize genres renfermant une centaine d'espèces sont connus (DRUGMAND, 1991a & 1993) et nous espérons décrire d'ici peu près de 120 espèces. A côté des autres régions biogéographiques, la région malgache fait figure de parent pauvre. En effet, seuls deux genres sont recensés: le premier, *Monocrypta* CASEY, 1905 avec 5 espèces (DRUGMAND, 1992a) et le second, *Afrobium* FAGEL, 1977 avec 2 espèces que nous nous proposons de discuter ci-après.

Systématique

a. Définition du genre

Nous avions défini ce genre à la page 327 de notre travail de 1991 (b). Cette définition reste d'actualité et aucune modification ne doit y être apportée puisque les *Afrobium* malgaches sont en tout point semblables à leurs cousins afrotropicaux. Pour rappel, l'espèce-type du genre est *Cryptobium errerense* BERNHAUER, 1915.

b. Clé des espèces malgaches

1. – Elytres non soudés, plus longs que le pronotum. Coloration générale noire. Présence d'un micropeigne propygidial. Scutellum mat. Apex des mandibules non crochus. Edéage: figs 3 et 4, urite sexuel de la femelle: fig. 8. Carte 1 et morphométrie: tableau 1. .... 1. *A. fairmairei* (FAUVEL)
   – Elytres soudés, plus courts que le pronotum. Coloration générale brun rouge foncé. Absence d'un micropeigne propygidial. Scutellum brillant. Mandibules crochues à l'apex. Edéage: figs 1 et 2, urite sexuel de la femelle: fig. 5. Carte 1 et morphométrie : tableau 1. .... 2. *A. julieae* sp.n.

c. Description des espèces

1. *Afrobium fairmairei* (FAUVEL, 1898)
Figs 3, 4, 6, 8, 9; carte n° 1
Morphométrie: tableau n° 1

Cryptobium fairmairei FAUVEL, 1898: Revue Ent. 17: 183
Afrobium fairmairei FAGEL, 1977: Annls Mus. r. Afr. centr. Tervuren 229: 107
Cryptobium fairmairei SCHEERPELTZ, 1979: Kol. Rundsch. 54: 17
Afrobium fairmairei DRUGMAND, 1991: Bull. Annls Soc. r. belge Ent. 127: 328

Longueur moyenne maximale: 10,60 ± 0,85 mm; largeur moyenne maximale: 1,40 ± 0,10 mm

Coloration générale noire. Fémurs brun jaune; tibias, tarses, palpes, antennes, cinquième postérieur du propygidium, tiers postérieur du pygidium et urite génital brun rouge. Pilosité jaunâtre, subcouchée et dirigée vers l'avant sur la tête, vers l'intérieur sur le pronotum et vers l'arrière sur les élytres et l'abdomen.
Tête un peu plus longue (1,1) que large. Tempes en courbe régulière du bord postérieur des yeux au sillon collaire; yeux moitié aussi longs que les tempes (0.48 à 0.50). Microréticulation composée de mailles polyédriques uniquement présentes sur le quart postérieur de la tête; tégument brillant couvert d'une ponctuation composée de points piligères subronds, contigus ou subcontigus, de diamètres variés (0,030 à 0,065 ± 0,005 mm); ponctuation un peu plus éparse sur le front ménageant quelques larges zones non ponctuées. Trichobothrie supra-temporale un peu plus proche du sillon collaire que de l'œil (23/17). Cou non microréticulé, à tégument très brillant et non ponctué (présence au maximum de quelques petites dépressions non piligères). Mandibules robustes, non crochues à l'apex et à bord extérieur en courbe régulière.
Pronotum entièrement rebordé, sa plus grande largeur située vers le tiers antérieur. Tégument très brillant sans trace de microréticulation; points piligères subronds à ronds d'un diamètre régulier (0,060 ± 0,005 mm) et séparés par des intervalles inférieurs au diamètre d'un point. Bande médiane non ponctuée aussi large que 4 diamètres de points et flanquée par deux bandes parasagittales non ponctuées et peu étendues; présence de quelques petites dépressions non piligères disséminées çà et là sur le sclérite.
Scutellum mat, non ponctué et couvert d'un réseau alutacé composé de mailles longuement étirées vers les côtés.
Elytres plus longs que larges, peu élargis vers l'arrière, à marges parallèles. Tégument très brillant sans trace de microréticulation et couvert de points piligères polyédriques (diamètre moyen = 0,080 ± 0,005 mm), assez profonds (plus profonds que les points pronotaux et céphaliques) et contigus. Ailes métathoraciques bien développées, semblant fonctionnelles.
Trois premiers tergites abdominaux visibles présentant une légère impression transversale et basale. Abdomen mat, couvert d'un réseau dense de fines mailles isodiamétrales (0,005 ± 0,001 mm) et contiguës. Tégument tapissé de points ronds (diamètre moyen: 0,050 ± 0,005 mm) et superficiels séparés par des intervalles inférieurs au diamètre d'un point. A partir du propygidium, les points plus étroits (diamètre moyen = 0,026 ± 0,002 mm) et plus espacés (séparés par des intervalles égaux à deux ou trois diamètres de points). Présence d'un micropeigne sur le bord postérieur du propygidium.

Pattes sans particularité.

Edéage: figs 3 et 4.
Caractères sexuels secondaires du mâle: fig. 9.
Urite sexuel femelle: figs 6 et 8.
Phénologie: les spécimens connus ont été capturés en janvier, février et avril.Stades préimaginaux et écologie inconnus.

Matériel examiné:
Lectotype (présente désignation): un mâle (édéage manquant !), Madagascar, Suberbieville (16°S 47°E), Berkaly, février 18?? in coll. Fauvel (Institut royal des Sciences naturelles de Belgique).
Paralectotype (présente désignation): une femelle, sans étiquette in coll. Fauvel (Institut royal des Sciences naturelles de Belgique).

Matériel non typique : un mâle, Andaimpotsy, Rég. de Maroantsetra (15°25S 49°40E), IV.1939, Coll. Jarrige (Muséum d'Histoire naturelle de Paris), un mâle, Madagascar ouest, S-P Antsalova, Antsingy (15°48S 46°13E), Rés. nat. 9, I.1975 (A. Peyrieras leg.) in Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

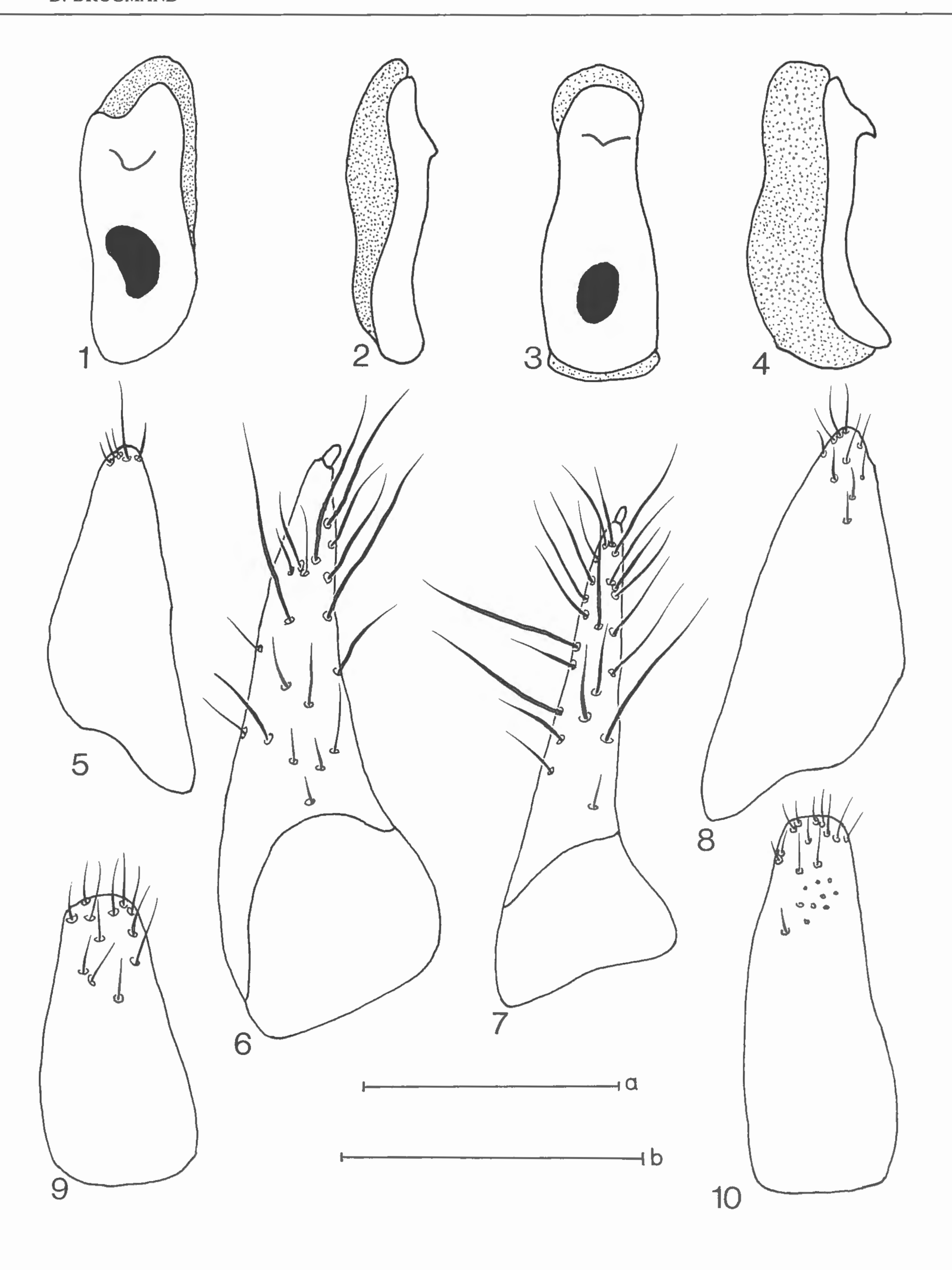
2. *Afrobium julieae* sp.n.
Figs 1, 2, 5, 7, 10; carte n° 1
Morphométrie: tableau n° 1.

Longueur moyenne maximale: 9,30 ± 0,35 mm, largeur moyenne maximale: 1,40 ± 0,17 mm.

Coloration générale brun rouge foncé. Pattes, antennes, bord postérieur des derniers urites abdominaux et palpes brun rouge. Pilosité jaunâtre, subcouchée et dirigée vers l'avant sur la tête, vers l'intérieur sur le pronotum et vers l'arrière sur les élytres et l'abdomen.
Tête un peu plus longue (1,06 à 1,08) que large. Microréticulation uniquement présente à l'intérieur des points piligères temporaux. Tégument brillant couvert de points piligères ovales, de diamètres variés (0,040 à 0,075 ± 0,005 mm) séparés par des intervalles inférieurs à 0,040 mm; points contigus sur les tempes; front très éparsement ponctué (points séparés par des intervalles égaux au minimum à 4 diamètres de points). Trichobothrie supratemporale située à égale distance du bord postérieur de l'œil et du sillon collaire. Tempes en courbe régulière du

Espèces	*A. julieae*			*A.fairmairei*			
Variables/Sexes	*M*	*F*	*F*	*M*	*M*	*M*	*F*
LgT	59	46	46	55	61	63	65
lgM	8	8	8	9	10	12	11
T	41	35	39	46	45	52	44
t	38	33	36	41	39	45	38
EI	25	22	24	27	25	30	25
Col	25	23	25	28	26	29	28
Y	9	7	8	12	11	13	11
Tp	23	19	22	25	22	27	21
Md	33	26	31	32	35	40	33
A1	24	19	22	24	26	27	25
A2	5	4	4	5	5	6	5,5
A3	5,5	4,5	4,5	6	7	8	6
A10	4	4	3,5	4	4	-	4
P	38	35	37	43	44	48	43
p	35	32	32	37	37	38	36
E	34	32	35	37	37	47	37
ép	34	30	31	35	42	44	42
sut	26	23	25	29	44	41	40
pos	36	34	35	39	43	45	46
M1	8	7	7	9	10	9	8
M2-4	12	11	11	12	14	14	14
M5	6	6	5	6	7	7	7
Tpos	37	34	36	41	43	45	40
M1-M5	26	24	23	27	31	30	29
LgT/lgM	7,38	5,75	5,75	6,11	6,10	5,25	5,91
T/t	1,08	1,06	1,08	1,12	1,15	1,16	1,16
T/P	1,08	1,00	1,05	1,07	1,02	1,08	1,02
T/E	1,21	1,09	1,11	1,24	1,22	1,11	1,19
t/p	1,09	1,03	1,13	1,11	1,05	1,18	1,06
t/ép	1,12	1,10	1,16	1,17	0,93	1,02	0,90
EI/col	1,00	0,96	0,96	0,96	0,96	1,03	0,89
Y/Tp	0,39	0,37	0,36	0,48	0,50	0,48	0,52
A1/A2	4,80	4,75	5,50	4,80	5,20	4,50	4,55
A3/A2	1,10	1,13	1,13	1,20	1,40	1,33	1,09
P/p	1,09	1,09	1,16	1,16	1,19	1,26	1,19
P/E	1,12	1,09	1,06	1,16	1,19	1,02	1,16
p/ép	1,03	1,07	1,03	1,06	0,88	0,86	0,86
E/ép	1,00	1,07	1,13	1,06	0,88	1,07	0,88
E/pos	0,94	0,94	1,00	0,95	0,86	1,04	0,80

Tableau 1.
Morphométrie. LgT (longueur totale mesurée de la base du labre à l'apex de l'abdomen), lgM (largeur maximale), T (longueur de la tête, de la base du labre au sillon collaire), t (largeur maximale de la tête), EI (espace interoculaire), Col (largeur collaire), Y (longueur des yeux), Tp (longueur des tempes), Md (longueur des mandibules), A1 (longueur du scape), A2 (longueur du pédicelle), A3 (longueur de l'antennomère 3), A10 (longueur de l'antennomère 10), P (longueur du pronotum), p (largeur du pronotum), E (longueur maximale des élytres), ép (largeur maximale au niveau des «épaules»), sut (longueur de la suture), M1 (longueur du métatarsomère 1), M2-4 (longueur des métatarsomères 2 à 4), M5 (longueur du métatarsomère 5), Tpos (longueur du tibia postérieur), M1-M5 (longueur du tarse postérieur). Toutes les mesures sont exprimées en unité micrométrique (1 u.m. = 0.160 mm pour LgT et LgM; 1 u.m. = 0.080 mm pour les autres variables).



Figs 1 à 4. – Edéage (vue de la face ventrale et vue latérale). 1 et 2, *Afrobium julieae* sp.n. et 3 et 4, *Afrobium fairmairei* (FAUVEL). Figs 5 et 8: tergite 10 et valve des femelles. 5 et7, Afrobium *julieae*, 6 et 8, *Afrobium faimairei* (FAUVEL). Figs 9 et 10: tergite IX des mâles. 9, *Afrobium fairmairei* (FAUVEL) et 10, *Afrobium julieae* sp.n.
Echelle a: 1 mm. Echelle b: 0,7 mm.

bord postérieur de l'œil au sillon collaire. Mandibules un peu moins robustes que chez *A. fairmairei,* à bord extérieur en courbe régulière et à apex crochu.
Cou brillant sans trace de microréticulation, offrant quelques rares petites dépressions non piligères.
Pronotum entièrement rebordé, plus long que large (1.09 à 1.16), sa plus grande largeur au niveau du tiers antérieur. Points piligères ronds (diamètre = 0,060 ± 0,005 mm) séparés par des intervalles variant entre 1 et 2 diamètres de points. Présence de quelques micropoints épars sur le sclérite. Présence d'une bande médio-sagittale non ponctuée aussi large que 6 à 7 diamètres de points et de deux bandes para-sagittales non ponctuées et légèrement surélevées (ces deux dernières bandes plus étendues que chez l'espèce précédente). Scutellum non ponctué, brillant, couvert d'une très légère microréticulation à mailles peu visibles.
Elytres soudés, plus courts que le pronotum, à bords latéraux subparallèles et pas ou peu élargis vers l'arrière. Tégument brillant couvert d'une ponctuation composée de points ronds à subronds (diamètre = 0,080 ± 0,005 mm), plus profonds que sur le pronotum et subcontigus. Microréticulation absente. Ailes métathoraciques absentes.
Base des trois premiers tergites abdominaux très légèrement impressionnée transversalement. Surface des tergites bosselée. Points abdominaux ovales (grand axe = 0,060 ± 0,005 mm), superficiels, à pourtour et densité difficile à juger suite à la densité des mailles isodiamétrales (largeur . 0.005 mm). Points plus fins et plus épars à partir du propygidium. Absence de micropeigne propygidial.

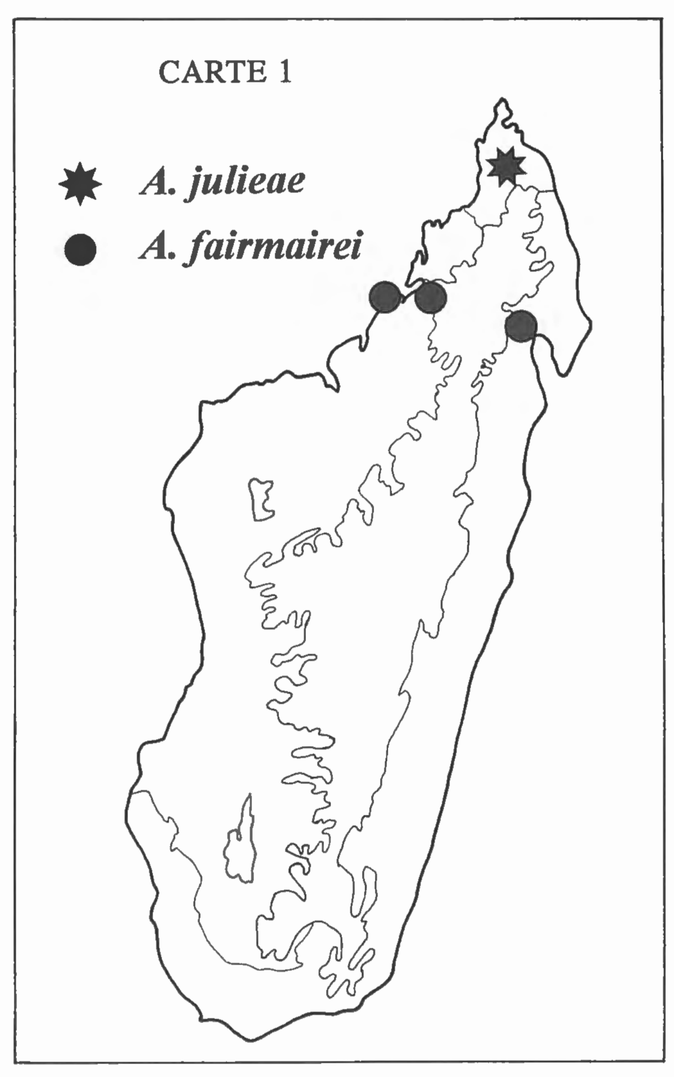
Pattes sans particularité.

Edéage: figs 1 et 2.
Caractères sexuels secondaires du mâle: fig. 10.
Urite sexuel de la femelle: figs 5 et 7.
Phénologie, stades préimaginaux et écologie inconnus.

Matériel examiné:
Holotype: un mâle, N. Madagascar, Montagne d'Ambre (12°30S 49°10E), 1969 (H. Franz leg.) in Musée de Vienne.
Paratypes: 2 mâles et une femelle, idem, in Institut royal des Sciences naturelles de Belgique et in Musée de Vienne.
Etymologie: espèce dédiée à ma petite fille Julie.
Diagnose:
Cette nouvelle espèce se reconnaîtra facilement de la précédente par:
- sa coloration plus claire (brun rouge foncé contre noire chez *A. fairmairei*);
- ses yeux plus courts (Y/Tp compris entre 0,36 et 0,39 contre 0,48 et 0,52 chez *A. fairmairei*);
- ses mandibules moins robustes et crochues à l'apex (non crochues chez *A. fairmairei*);
- par le scutellum brillant (mat chez *A. fairmairei*);
- ses élytres soudés et plus courts que le pronotum (non soudés et plus longs que le pronotum chez *A. fairmairei*);
- l'absence de micropeigne propygidial (présence du micropeigne chez *A. fairmairei*);
- par un édéage plus petit et de forme différente et enfin par la chétotaxie différente de l'urite sexuel de la femelle (figs 5 et 8).

Considérations phylogénétiques et biogéographiques sur les Cryptobiina malgaches

Avec 2 genres, *Monocrypta* et *Afrobium*, et 7 espèces, les Cryptobiina de Madagascar font figure de parent pauvre à côté des Cryptobiina afrotropicaux forts de leurs 13 genres dont 7 endémiques et près de 200 espèces (DRUGMAND, 1991b).
Les *Monocrypta* appartiennent à un groupe monophylétique trigénérique, comprenant également les *Afrophitodum* DRUGMAND, 1991 et les *Ophitodum* FAGEL, 1977, défini par la sinuosité de leur scape. Les dents bordant l'indentation médio-sagittale du labre constitue la seule autapomorphie de ce genre panafricain et asiatique. *Monocrypta* malais et afrotropicaux ne diffèrent que par l'édéage plus évolué des premiers (lame ventrale profondément échancrée).
Les *Afrobium* sont issus, quant à eux, d'un métataxon bigénérique comprenant également les *Longiscapus* DRUGMAND, 1991. Aucune autapomorphie n'a encore été isolée pour définir ce clade. Ces deux genres sont morphologiquement très proches du genre *Homaeotarsus* et sont largement distribués dans la région est-paléarctique et asiatique (COIFFAIT, 1984). Les *Homaeotarsus* sont cependant plus primitifs que leurs proches parents africains : leur édéage présente encore des paramères vestigiaux scaliformes et aucune dépression basale ne marque la région collaire.
Comment expliquer cette pauvreté spécifique et l'absence de genres endémiques sur la Grande Ile? Avant d'avancer quelques hypothèses, il convient de rappeler les grandes lignes de l'historique du peuplement de la région afrotropicale par les Cryptobiina.
Dans une thèse non publiée (DRUGMAND, 1991a), nous avions montré que l'un des centres d'origine des Cryptobiina se situerait en Afrique centrale. Au Tertiaire, une vaste forêt continue couvrait l'Asie et l'Afrique (VAN ZINDEREN BAKKER, 1969). Les Cryptobiina, humicoles rappelons-le, se distribuaient alors largement entre ces deux régions. L'alternance des périodes pluviales et interpluviales du pléistocène a entraîné une succession de contractions et d'expansions de la forêt tropicale humide. Cette dynamique de la forêt et l'orogenèse des montagnes de l'Afrique centrale auraient circonscrit, dans certains secteurs très restreints (Afrique occidentale et Kivu), quelques genres très primitifs de Cryptobiina (*Matropium* FAGEL, 1977, *Pachycryptum* FAGEL, 1977,...). Cette hypothèse vient logiquement à l'esprit lorque l'on compare la répartition de ces genres et les aires minimales de répartition de la forêt tropicale au Pléistocène (voir cartes phytopaléontologiques d'AXELRODT & RAVEN (1978)). La disparition de la forêt dans certaines régions



Carte 1.
Répartion de *Afrobium julieae* sp.n. et *A. fairmairei* à Madagascar.

a isolé certaines populations de plusieurs genres plus évolués (*Ophitodum* FAGEL, 1977, *Tracypum* FAGEL, 1977, *Monocrypta* CASEY, 1905, *Afrobium* FAGEL, 1977, *Longiscapus* DRUGMAND, 1991,...) dans des zones semi-ouvertes (steppes) ou ouvertes (savanes) dans lesquelles elles se sont adaptées et ont depuis prospéré. Ces genres sont actuellement présents dans tous les grands territoires biogéographiques afrotropicaux, exception faite des zones désertiques (DRUGMAND, 1993).
Madagascar se serait détachée de la façade sud-est de l'Afrique au crétacé inférieur (KING, 1978) ou au crétacé supérieur (SMITH & BRIDEN, 1977, BARRON, 1987), soit bien avant l'établissement des Cryptobiina en Afrique. Les genres *Afrobium* et *Monocrypta*, genres rappelons-le largement répartis sur tout le continent africain, ont certainement colonisé la Grande Ile en empruntant, pour traverser le canal du Mozambique, soit les voies aériennes en volant ou passivement emportés par des grands vents soit les voies maritimes (par le biais de radeaux de végétaux flottants). De telles colonisations ont été fréquemment proposées pour de nombreux groupes animaux ou végétaux (revue dans PAULIAN, 1961).
Afrobium julieae sp.n. (vicariant possible de *A. fairmairei)* est présent sur la Montagne d'Ambre, apparue entre le pliocène et le quaternaire (PAULIAN, 1961). L'occurrence de cette espèce indiscutablement orophile (absence d'ailes métathoraciques, élytres soudés, absence de micropeigne propygidial,...), nous permet de dater approximativement un phénomène de spéciation dans le genre *Afrobium*. Nous ne disposons malheureusement d'aucune indication quant à l'origine des *Monocrypta* malgaches. Le nombre restreint d'espèces dans les deux genres s'expliquerait par le type de colonisation de l'île, peut-être aussi par des difficultés d'adaptation et d'indigénation des taxons ainsi que par l'altération de nombreux macrohabitats. Actuellement, la tribu n'est présente que dans le nord et l'est de Madagascar, régions encore couvertes par des forêts ou des lambeaux de forêts intactes ou peu dégradées. Jusque quand?

Remerciements

Nous remercions vivement les Dr G. Coulon (Bruxelles) et J.-Cl. Lecoq (Paris) pour la lecture critique de notre manuscrit ainsi que madame M. Van Assche pour la mise à l'encre de la carte. Nous savons gré aux Dr N. Berti (Paris) et H. Schillhammer (Wien) pour l'envoi des *Afrobium* malgaches de leurs collections.

Références

AXELRODT, D.I. & RAVEN, P.H., 1978. Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. In M.J.A. Werger. Biogeography and Ecology of Southern Africa. *Monographiae Biologicae*, 31: 77-130.

BARRON, E.J., 1987. Global Cretaceous Paleogeography. *Palaeogeography Paleoclimatalogy Palaeoecology*, 59, 207-214.

COIFFAIT, H., 1984. VIII. Coléoptères Staphylinides de la Région paléarctique occidentale. Sous famille (sic) Paederinae Tribu Paederini 2 Sous famille (sic) Euaesthetinae. *Supplément de la Nouvelle Revue d'Entomologie*, 13(4) : 1-424.

DRUGMAND, D., 1991 (a). Systématique, phylogénie et biogéographie des Staphylinidae Paederinae Cryptobiina afrotropicaux. Thèse non publiée. Université Paul sabatier de Toulouse, France. 601 pp, 651 figs, 48 cartes et 20 photos.

DRUGMAND, D., 1991 (b). Révision générique des Cryptobiina afrotropicaux (Coleoptera Staphylinidae Paederinae). *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie* 127: 309-333.

DRUGMAND, D., 1992 (a). Révision des *Monocrypta* magaches (Coleoptera, Staphylinidae, Paederinae). *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie*, 128: 75-85.

DRUGMAND, D., 1992 (b). Biogéographie régionale des Cryptobiina afrotropicaux (Coleoptera Staphylinidae Paederinae). *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie* 128: 47-50.

DRUGMAND, D., 1993. A propos d'un nouveau genre afrotropical de Paederinae Cryptobiina (Coleoptera, Staphylinidae). Bulletin de la Société entomologique deFrance, 98(2): 199-204.

DRUGMAND, D. & WAUTHY, G., 1993. Cladistic and phenetic studies of genera of Afrotropical Cryptobiina (Coleoptera Staphylinidae Paederinae). Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung, 31, 198-215.

FAGEL, G., 1977. Contribution à l'étude des Coléoptères Staphylinidae. Révision des Cryptobiina africains. Annales du Musée royal d'Afrique centrale, Tervuren, Sciences zoologiques, 219: 1-110.

KING, L., 1978. The geomorphology of Central and Southern Africa. In: WERGER, M.J.A. (Editor). Biogeography and Ecology of Southern Africa. Monographiae Biologicae, 31, 1-18.

PAULIAN, R. (1961). XIII. La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. Faune de Madagascar. Institut de Recherche scientifique. Tananarive-Tsimbazaza. 484 pp.

SMITH A.G. & J.C. BRIDEN (1977). Mezozoic and Cenozoic Paleocontinental Maps. Cambridge University Press, Cambridge. 63 pp.

VAN ZINDEREN BAKKER, E.M. (1969). Biogeography: the arid corridor between South-Western Africa and the horn of Africa. In Van Zinderen Bakker, E.M. (Eds). Paleoecology of Africa and of the surrounding Islands and Antarctica, 4: 139-140.

Institut royal des Sciences naturelles de Belgique
Département d'Entomologie
rue Vautier, 29, B-1040 Bruxelles